Tome 70, nº 8. — Avril 1963

Polymorphisme chromosomique intraspécifique chez un Mammifère *Leggada minutoides* Smith (*Rodentia-Muridae*)

par

Robert MATTHEY

Université de Lausanne : Laboratoire de Zoologie et d'Anatomie comparée.

(avec 15 figures dans le texte)

SOMMAIRE

INTRODUCTION

Nous ne connaissons actuellement qu'un seul exemple de polymorphisme chromosomique chez un Mammifère, celui de *Sorex araneus* sur lequel je reviendrai plus bas. Auparavant, il peut être utile d'examiner deux autres cas, cette analyse devant nous

permettre de définir plus rigoureusement la notion même de polymorphisme chromosomique.

Wahrman et Zahavi (1955, 1958) ont étudié des Gerbilles de trois provenances distinctes mais appartenant, selon l'avis des meilleurs taxonomistes, notamment le Dr Morrison-Scott (British Museum) et le Dr Petter (Muséum de Paris), à la même espèce, *Gerbillus pyramidum* Geoffroy. Les individus d'Algérie ont 40 chromosomes, ceux de la plaine côtière d'Israël 52 et ceux du Negev 66, l'analyse suggérant une relation robertsonienne entre ces formules. Un hybride ♂ (♀ 66 × ♂ 40) a été obtenu, très probablement stérile. L'existence chez cet hybride de 8 à 10 trivalents confirme que les différences numériques sont imputables à des fusions centriques. Il s'agit, pour les auteurs palestiniens, d'une série de formes allopatriques dérivées d'une souche commune. Malgré l'absence de caractères morphologiques différentiels, le faible degré d'interfécondité et la stérilité, au moins partielle, des hybrides, il ne me semble pas possible de considérer les trois races comme appartenant à une même espèce.

Le cas des *Acomys* (Zahavi et Wahrman, 1956) est encore à exposer: *A. cahirinus cahirinus* Desmaret d'Israël et *A. c. nesiotes* Bate de Chypre ont le même nombre de chromosomes (2**N** = 38 mais néanmoins des formules différentes: le premier possède, outre les chromosomes sexuels, 32 métacentriques et 4 petits éléments; le second 30 métacentriques, 4 acrocentriques et 2 petits éléments. Il est douteux que ces divergences relèvent uniquement de fusions centriques. Ici encore, des hybrides ont été obtenus. Nous avons donc affaire avec des sous-espèces, peut-être des espèces, dont la dérivation à partir d'une souche commune semble relativement récente.

Dans les deux cas, les diverses races chromosomiques sont allopatriques, donc isolées géographiquement, et, mises artificiellement en contact, ne produisent que difficilement des hybrides vraisemblablement peu féconds ou stériles. Or, il est évident que nous ne pouvons parler de polymorphisme intraspécifique que si celui-ci caractérise les individus d'une même population panmictique. Nous utilisons alors le seul critère objectif de l'espèce, celui de l'interfécondité illimitée et nous ne dépendons plus de l'appréciation subjective du taxonomiste pour décider du niveau que doivent occuper les formes étudiées dans la hiérarchie des catégories systématiques.

Sorex araneus L. est donc le seul exemple connu chez les Mammifères où se manifeste, dans une même population, un degré élevé de polymorphisme (Sharman, 1956; Ford, Hamerton et Sharman, 1957; Meylan, 1960; Matthey et Meylan, 1961). Le nombre de chromosomes, chez le ♂ qui présente des chromosomes sexuels multiples (Bovey, 1949), peut varier de 21 à 31. Les fusions centriques sont largement responsables de cette variation dont l'analyse, actuellement en cours, est cependant très complexe.

Les observations que je présente ici sont au contraire d'une interprétation facile. En 1958, j'ai décrit l'assortiment chromosomique d'un ♂ de *Leggada minutoides*, petite Souris que j'avais reçue de Côte d'Ivoire. Cet individu avait 32 chromosomes, soit un **X** et un **Y** très grands, le premier métacentrique, le second submétacentrique, et 28 autosomes acrocentriques dont la longueur décroit régulièrement et faiblement d'une paire à la suivante. En décembre 1962, j'ai reçu du Dr F. Petter onze exemplaires vivants de la même espèce, provenant de Bangui (Congo) et récoltés par les soins du Dr Chippaux, Directeur de l'Institut Pasteur de cette localité, dans les locaux même de l'Institut et dans le jardin de ce dernier, quatre des sujets ayant été trouvés au nid et étant donc frères et sœurs. Nous avons donc affaire à 11 individus appartenant à une même et seule population, certainement panmictique.

TECHNIQUE

Une heure et demi avant de sacrifier l'animal, je lui injecte sous la peau 180 mm³ d'une solution à 1% de Colcémide Ciba. Sous narcose à l'éther, je prélève alors la rate et, s'il s'agit d'un ♂, l'un des testicules, ces organes étant immédiatement plongés dans l'eau distillée où je les découpe en petits fragments. Après ce prétraitement hypotonique de 10 à 12 minutes, la fixation par l'acide acétique 50% dure 45 à 60 minutes. Chaque fragment, placé dans une goutte de fixateur sur une lame albuminée, est recouvert d'une lamelle grasse et écrasé à l'aide d'une presse à levier. Les préparations sont immergées dans de l'Alcool à 70° jusqu'à décollement des lamelles puis colorées à l'hémalun acide et montées dans le Baume de Canada.

OBSERVATIONS PERSONNELLES

Divisions diploïdes. — Chez tous les individus, les hétérochromosomes se reconnaissent aisément à leur taille et à leur forme: l'**X** est le plus grand élément (jusqu'à 12 μ) et le seul métacentrique du lot; l'**Y**, submétacentrique (rapport des bras = 4/1 environ) a un bras long ayant la même longueur que l'un des bras de l'**X**.

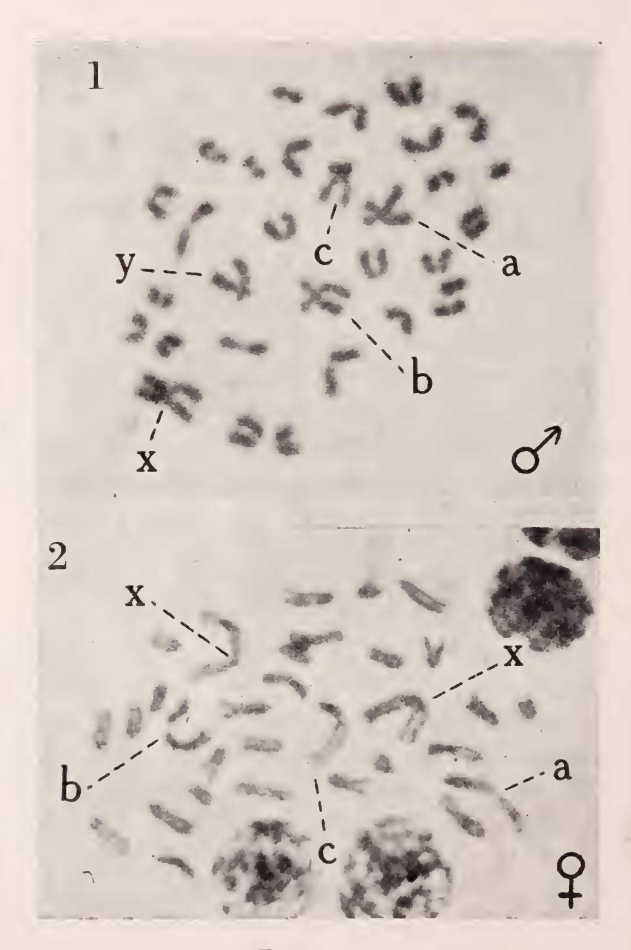


Fig. 1 et 2.

Leggada minutoides. Divisions diploïdes dans la rate montrant 31 chromosomes. *a*, *b*, *c* désignent les autosomes submétacentriques. Fig. 1 — ♂ avec l'**X** et l'**Y**. Fig. 2 — ♀ avec deux **X**. × 1.800

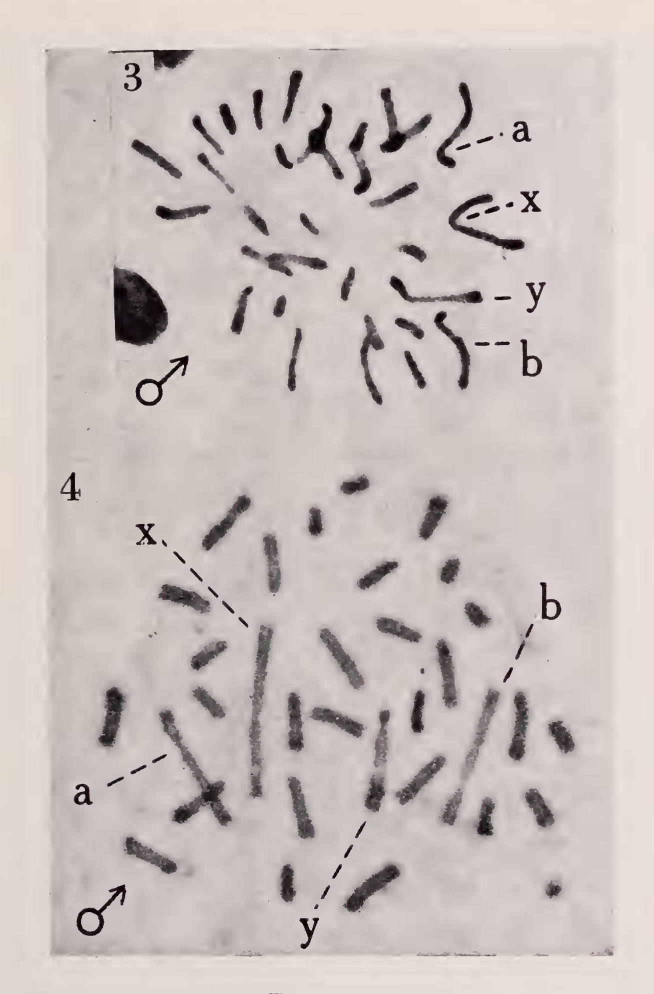


FIG. 3 et 4.

Leggada minutoides. Divisions diploïdes montrant 32 chromosomes. *a* et *b* désignent les autosomes submétacentriques. Fig. 3 — ♂ non traité à la colcémide, testicule. Fig. 4 — ♂ traité à la colcémide, testicule. × 1.800

Quant au nombre total de chromosomes, il varie d'un individu à l'autre selon une règle robertsonienne parfaitement schématique:

2**N** = 31 — (fig. 1 et 2). Chez un ♂ et une ♀, nous trouvons 29 autosomes, les plus grands, au nombre de trois, étant submétacentriques. Les autres autosomes sont acrocentriques, le bras court, étant pour la plupart d'entre eux, si petit qu'il est difficile de le

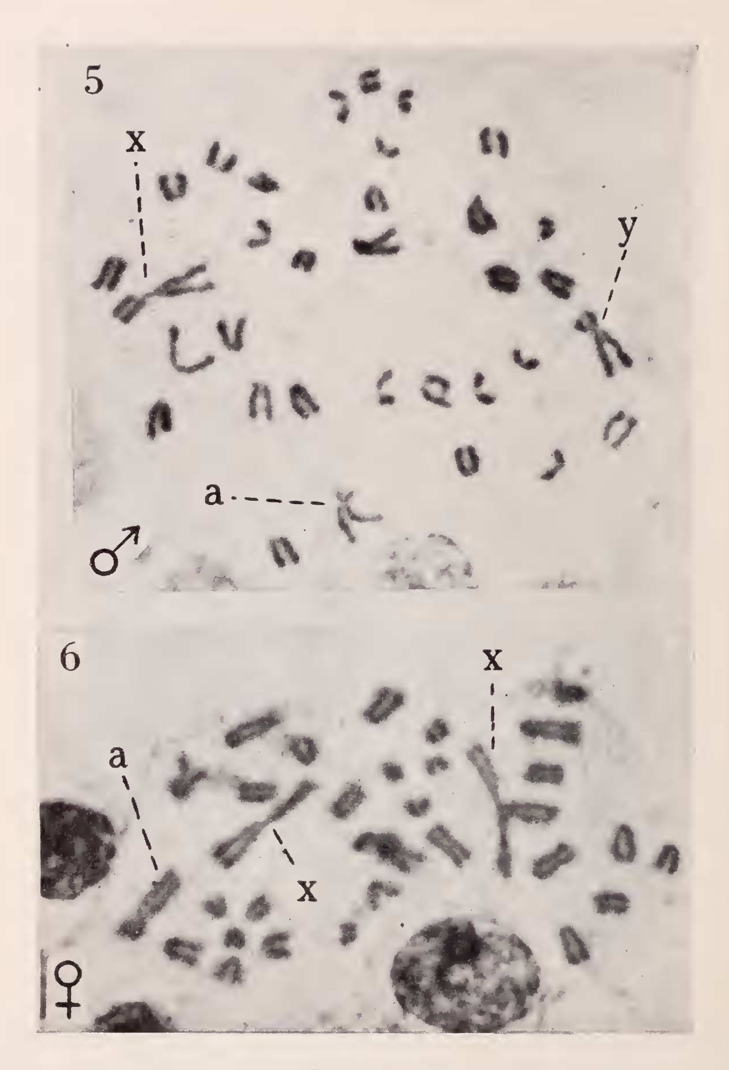


Fig. 5 et 6.
Leggada minutoides. Divisions diploïdes dans la rate montrant 33 chromosomes. *a* désigne le seul autosome submétacentrique. Fig. 5 — ♂ avec l'**X** et l'**Y**. Fig. 6 — ♀ avec deux **X**.
× 1.800

mettre en évidence. Les dimensions des autosomes décroissent régulièrement d'une paire à la suivante, les éléments les plus longs pouvant atteindre 10 μ et les plus courts ne dépassant pas 2 μ. Il est donc évident que deux des autosomes submétacentriques

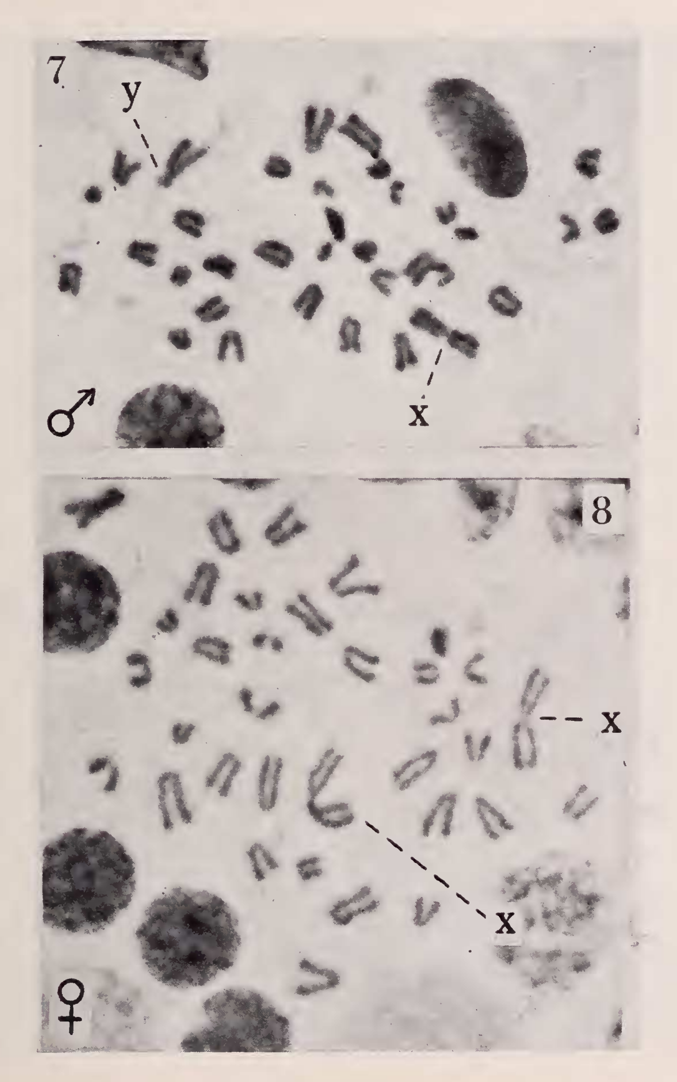


Fig. 7 et 8.
Leggada minutoides. Divisions diploïdes dans la rate montrant 34 chromosomes.
Fig. 7 — ♂ avec l'**X** et l'**Y**. Fig. 8 — ♀ avec deux **X**.
× 1.800

sont homologues et que le troisième doit, à la méiose, former un trivalent avec deux chromosomes acrocentriques.

2**N** = 32 — (fig. 3 et 4). Cette formule décrite en 1958 d'après un ♂ de Côte d'Ivoire caractérise également l'un des ♂♂ de mon

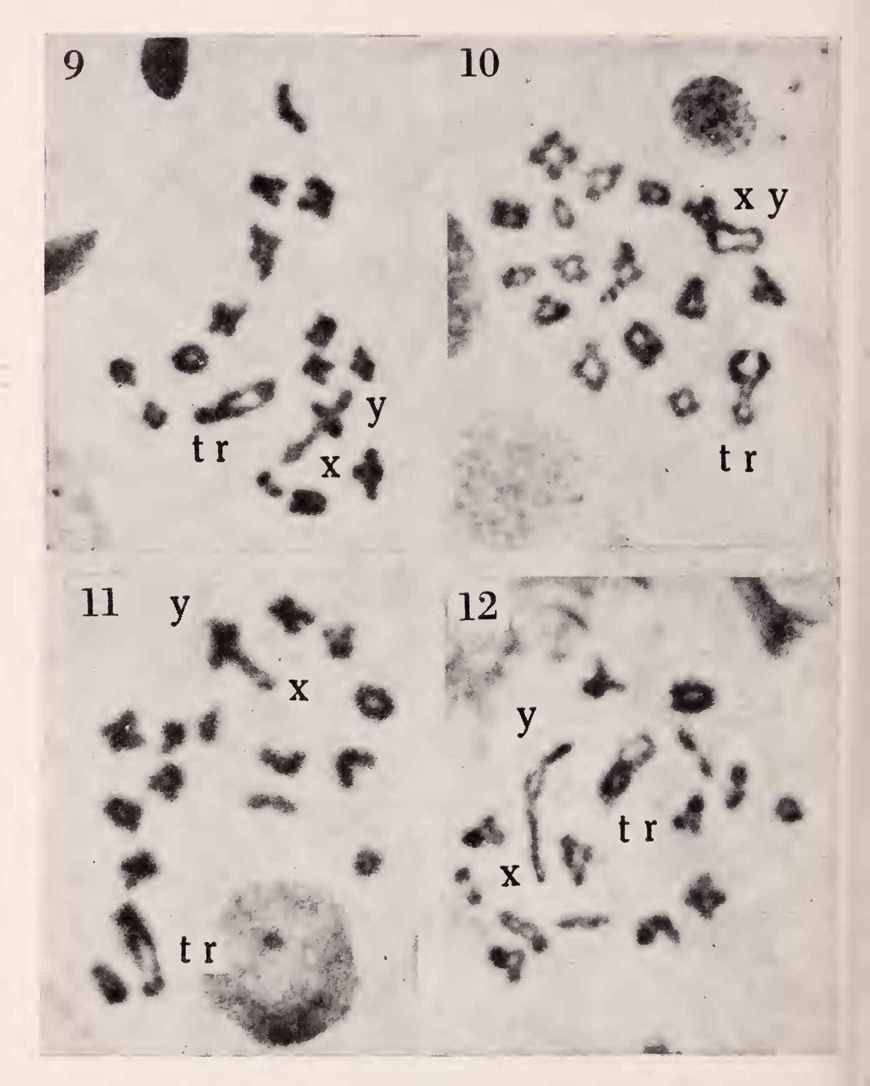


Fig. 9-12.

Leggada minutoides. Diacinèse (fig. 10) et Metaphases I (fig. 9, 11, 12) montrant 15 bivalents et un trivalent chez un ♂ à 33 chromosomes. La liaison de l'**X** et de l'**Y** par une figure en chiasma est bien visible. *tr* = trivalent autosomique. × 1.800

matériel actuel. Chez ce dernier, la distinction entre l'**Y** et les autosomes submétacentriques, ici au nombre de deux, est aisée: si la figure 3, reprise de mon travail de 1958, ne permet pas de

préciser d'une manière absolue lequel des trois éléments submétacentriques correspond à l'**Y**, la figure 4, par contre, montre un chromosome de 7,2 μ (rapport des bras = 7,6 environ) et deux autres évidemment homologues (longueur totale: 10 et 9,8 μ; rapport des bras: 2,7 et 2,7) qui, à la méiose formeront une tétrade normale.

2**N** = 33 — (fig. 5 et 6). Deux ♂♂ et deux ♀♀ sont dotés d'un équipement chromosomique différent du précédent par la présence d'un unique autosome submétacentrique, ce qui implique la formation d'un trivalent à la méiose comme nous le verrons un peu plus bas.

2**N** = 34 — (fig. 7 et 8). Ce nombre pair caractérise un ♂ et 3 ♀♀, tous les autosomes étant acrocentriques.

Méiose. — La diacinèse et la métaphase I ont été étudiées chez un ♂ à 33 chromosomes (fig. 9-12). En ce qui concerne les chromosomes sexuels, une observation que j'avais présentée avec réserve en 1958 est pleinement confirmée: l'**X** et l'**Y** sont unis par une figure cruciforme ou losangique ayant l'aspect d'un chiasma, l'union intéressant le bras long de l'**Y** et l'un des bras de l'**X**. Je reviendrai plus bas sur le sens de cette constatation.

Si nous portons maintenant notre attention sur le trivalent autosomique, nous avons sous les yeux une structure de résolution difficile: chacun des bras de l'élément submétacentrique étant supposé correspondre à deux acrocentriques, il est vraisemblable d'admettre, au vu des figures 9 à 12, que les centromères de ces derniers ont tendance à s'attirer, d'où l'aspect symétrique du trivalent (fig. 13). L'hypothèse d'une telle attraction n'est pas gratuite comme je le montrerai dans un travail ultérieur où sera repris dans son ensemble le problème de la génèse des fusions centriques.

DISCUSSION

1. L'interprétation du polymorphisme chromosomique.

La figure 14 nous donne, sous une forme schématique, l'unique interprétation plausible des faits observés. A partir de la formule 2**N** = 34, nous admettons qu'une première fusion centrique, devenue ultérieurement homozygote, nous amène au type 2**N** = 32. Les

individus $2N = 33$ résulteront du croisement (34×32). Une seconde fusion centrique, après établissement d'une formule homozygote pour cette nouvelle transformation, nous conduit à un

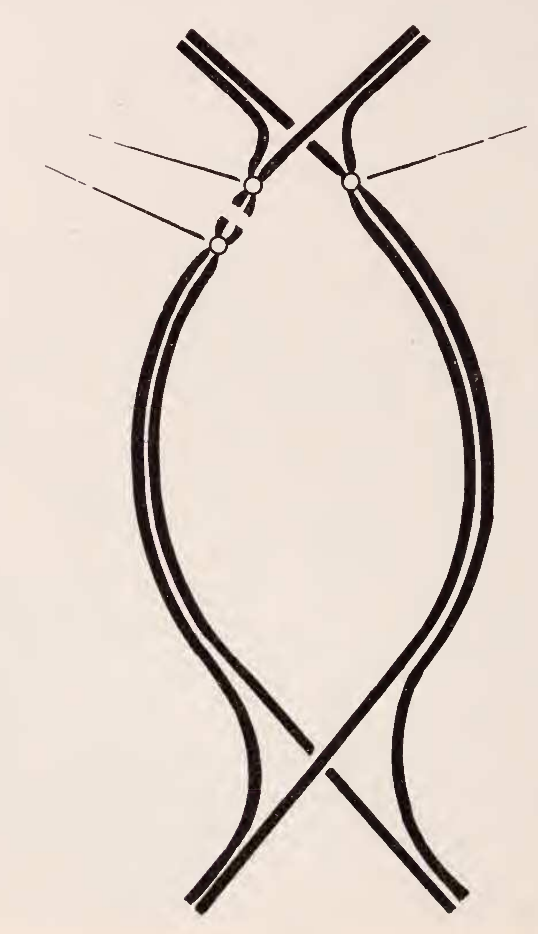


Fig. 13.
Configuration schématique probable du trivalent autosomique chez un ♂ à 33 chromosomes.

nombre de 30 chromosomes, lequel n'a pas encore été observé directement mais dont l'existence est nécessaire pour rendre compte de la formule $2N = 31$. Ces fusions centriques mettent chaque fois en jeu un grand et un petit acrocentrique, d'où le caractère submétacentrique des éléments néoformés.

Il est possible que le polymorphisme soit encore plus étendu: à la limite, nous pourrions supposer l'existence de *Leggada* possédant 16 autosomes métacentriques ou submétacentriques en plus des deux chromosomes sexuels, et le nombre diploïde de 18 nous amènerait à des formules voisines de celles des *Microtinae*, *Microtus oregoni* et *Ellobius lutescens* (Matthey, 1953, 1958).

La limite supérieure est par contre atteinte avec les individus à 34 chromosomes et ceci pose le problème de l'origine des *Leggada*.

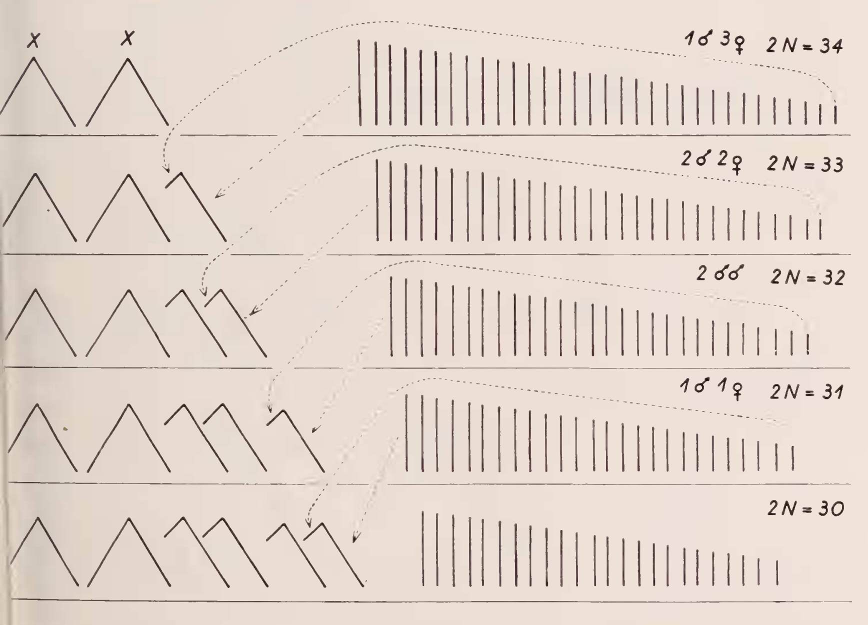


Fig. 14.

Les cinq formules chromosomiques reconnues chez *Leggada minutoides*. Le schéma montre la formation des autosomes submétacentriques par fusion centrique de deux acrocentriques, l'un long et l'autre court.

2. Cytologie comparée des genres *Mus* et *Leggada*.

La tendance actuelle de la Systématique est la suppression du genre *Leggada* dont les espèces sont versées dans le genre *Mus* (voir par exemple, Ellerman, Morrison-Scott and Hayman, 1953). Dès 1958, j'ai montré que, par l'originalité de sa formule chromosomique, *Leggada minutoides* contraste avec les sept espèces ou sous-espèces de *Mus* cytologiquement caractérisées par 40 chro-

mosomes, tous acrocentriques extrêmes y compris l'**X** et l'**Y**. A la même époque, j'ai esquissé le plan d'une dérivation *Mus-Leggada;* je ne connaissais alors que la formule 2**N** = 32 et l'identification des hétérochromosomes à la méiose n'était pas certaine. Actuellement, je puis reprendre et préciser l'hypothèse, explicitée par la figure 14.

Tout d'abord, il est hors de doute que l'évolution chromosomique par fusions centriques procède dans le sens d'une diminution du nombre diploïde, donc d'une augmentation du nombre de **V**. J'ai montré dès 1953 (voir en particulier, Matthey, 1959) que la distribution des nombres chromosomiques chez les *Muridae*, comme chez l'ensemble des Euthériens, était voisine d'une distribution normale, avec un mode de 48 et que les formules comprises entre 40 et 56 caractérisaient le 68% des espèces. Statistiquement, la méthode des limites fiduciaires confirme qu'il y a moins de 1% de chance pour que les formules 40/56 ne se rencontrent pas chez un pourcentage d'espèces de *Muridae* compris entre 57 et 78.

Pour passer alors d'un *Mus* à 40 chromosomes à une *Leggada* qui en possède 34, pour rendre compte également des énormes différences que montrent les chromosomes sexuels, nous arrivons à la représentation suivante: nous admettons une première translocation entre deux grands autosomes appartenant respectivement aux paires **A** et **B**. Cette translocation devenue homozygote, les deux **V** ainsi formés, vont à la suite de nouvelles ruptures, échanger chacun l'un de leurs bras contre la plus grande partie de l'**X** et de l'**Y**. Ces néohétérochromosomes sont donc formés de l'**X** et de l'**Y** primitifs et d'un bras autosomique. Ces bras autosomiques étant homologues, l'établissement d'un chiasma ne pose pas de problème. Bien entendu, il est impossible de dire quels ont été les centromères perdus et lesquels sont conservés, si les centromères persistants sont d'origine autosomique ou hétérochromosomique. Ainsi, l'hypothèse déjà formulée en 1957 et selon laquelle une quasi homomorphie des chromosomes sexuels ne prolonge pas un état originairement indifférencié à l'échelle mrophologique de l'**X** et de l'**Y** mais reflète l'existence de translocations autosomo-hétérochromosomiques est très vraisemblable: il n'y aurait de « segment pair » que là où de tels processus ont eu lieu. Cette hypothèse explique également le fait que j'ai mis en évidence, à savoir la coexistence dans un groupe systématique restreint — par exemple

dans le genre *Microtus* ou dans la sous-famille des *Cricetinae* — de chromosomes sexuels de type *Mus* et de type *Leggada :* une telle différence, considérable au niveau de l'observation microscopique, n'exclut en rien une proche parenté des organismes considérés.

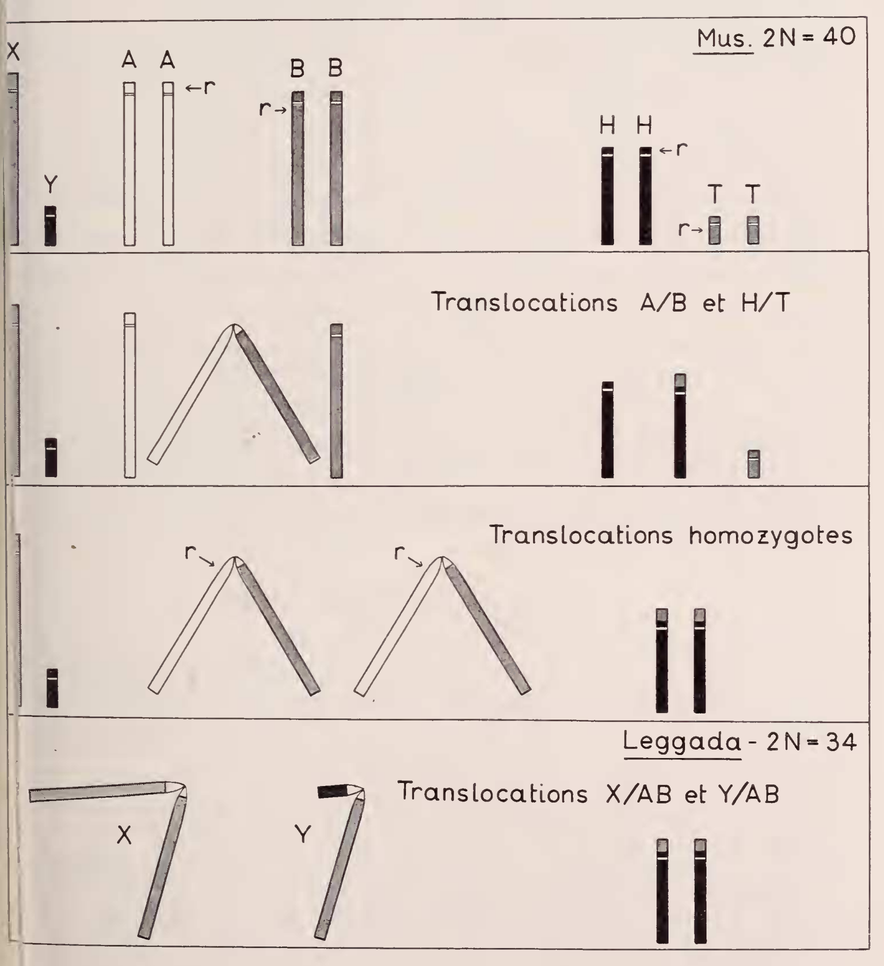


Fig. 15.

Hypothèse montrant comment il est possible de dériver la formule chromosomique de *Leggada* de celle de *Mus* (explications dans le texte).

En 1958, j'ai admis que la 8e paire d'autosome (♂ de la Côte d'Ivoire à 32 chromosomes) présentait un bras court relativement développé qui pourrait provenir de la translocation d'un petit

acrocentrique sur cet élément. Dans la figure 14, cette transformation hypothétique est représentée comme impliquant les deux autosomes désignés par **H** et **T**. Mon matériel nouveau ne me permet pas d'être plus affirmatif à ce sujet qu'il y a cinq ans de sorte que, si les translocations **A/B AB/X** et **AB/Y** me paraissent constituer une hypothèse solide, je serais moins formel au sujet de la translocation **H/T** qui nous permet de passer d'un **N.F.** (nombre fondamental de 36 au **N.F.** de 34 révélé par l'observation.

Une dernière question se pose relative aux facteurs maintenant un état polymorphe équilibré et à la valeur sélective éventuelle des diverses formules. L'échantillon est faussé par la présence de 4 individus issus des mêmes parents et par ailleurs trop petit pour pouvoir être soumis à l'analyse statistique. Sa composition actuelle donne tout au plus l'impression que les types à 30, 31, 32, 33 et 34 chromosomes doivent exister en proportions approximativement égales, ce qui devra être confirmé ultérieurement. Ceci semble exclure que l'une ou l'autre des combinaisons présente un avantage sélectif, ce qui est le cas pour les *Purpura*, Mollusques prosobranches étudiés par Staiger (1954). Il faudra ici une analyse portant sur diverses populations originaires de biotopes variés.

CONCLUSIONS

1. Un échantillon de onze *Leggada minutoides* provenant d'une population de Bangui (Congo) montre un polymorphisme chromosomique étendu, quatre individus ayant 34 chromosomes, quatre en possédant 33, un 32 et deux 31.

2. Les formules chromosomiques sont les suivantes:

2**N** = 34 — un grand **X** métacentrique, un grand **Y** submétacentrique, 30 éléments acrocentriques.

2**N** = 33 — **X**, **Y**, un autosome submétacentrique, 30 acrocentriques.

2**N** = 32 — **X**, **Y**, deux autosomes submétacentriques, 28 acrocentriques.

2**N** = 31 — **X**, **Y**, trois autosomes submétacentriques, 26 acrocentriques.

2**N** = 30 — Cette formule n'a pas été observée mais l'existence de la précédente implique sa présence dans la population.

3. Les fusions se font entre un grand et un petit acrocentrique, d'où la submétacentrie de l'élément néoformé.

4. Les individus de formules 31 et 33 montrent un trivalent autosomique à la diacinèse et à la métaphase I.

5. L'**X** et l'**Y** sont unis par un chiasma. Ceci est interprêté comme le signe que les chromosomes sexuels de type *Mus*, et acrocentriques extrêmes, ont été transloqués sur une paire d'autosomes.

6. La Taxonomie moderne supprime le genre *Leggada* dont les espèces sont ramenées dans le genre *Mus*. Une hypothèse est présentée sur la manière dont s'est effectuée l'évolution chromosomique conduisant d'un *Mus* à 40 chromosomes (Nombre fondamental = 40) à une *Leggada* à 34 chromosomes (**N.F.** = 36-38).

SUMMARY

1. A sample of 11 *Leggada minutoides* from a population of Bangui (Congo) shows a bright chromosomial polymorphism: four specimens have a diploid number of 34, four of 33; one of 32; two of 31.

2. The developed formels are:

2N = 34 (♂) — A big metacentric **X**, a big submetacentric **Y**, 32 acrocentric elements.

2N = 33 — **X**, **Y**, one submetacentric autosome, 30 acrocentric elements.

2N = 32 — **X**, **Y**, two submetacentric autosomes, 28 acrocentric elements.

2N = 31 — **X**, **Y**, three submetacentric autosomes, 26 acrocentric elements.

2N = 30 — This formel was not actually observed but its existence is ascertained by the occurence of specimens with 31 chromosomes which must proceed from the cross 30 × 32.

3. The centric fusions seem to occur between a big and a small acrocentric.

4. As expected, the specimens with 31 and 33 chromosomes show an autosomic bivalent during the diakinesis and the first metaphase.

5. **X** and **Y** are united by a chiasma. This fact is interpreted putting forward the following hypothesis: the " old " sex chromosomes of *Mus*-type which are extreme acrocentric elements have been translocated on a pair of autosomes; the autosomic arms, evidently homologous, allow the formation of a chiasma.

6. The modern Taxonomy claims the suppression of the genus *Leggada*, the species of this genus beeing incorporated in the genus *Mus*. The author shows how the evolution might have proceeded to lead from a *Mus* with 40 chromosomes (Fundamental Number = 40) to a *Leggada* with 34 chromosomes (**F. N.** = 36-38).

ZUSAMMENFASSUNG

1. Elf *Leggada minutoides* von einer einzigen Bevölkerung von Bangui (Kongo) bilden ein Muster, das durch einen hohen Grad von chromosomischen Polymorphismus charakterisiert ist. Es gibt nämlich vier Individuen mit 34, vier mit 33, einen mit 32 und zwei mit 31 Chromosomen.

2. Diese Zahlen entsprechen den folgenden Formeln:

2**N** = 34 — Ein grosses metazentrisches **X**, ein grosses submetazentrisches **Y**, 32 akrozentrische Elemente.

2**N** = 33 — **X**, **Y**, ein submetazentrisches Autosom, 30 akrozentrische Elemente.

2**N** = 32 — **X**, **Y**, zwei metazentrische Autosomen, 28 akrozentrische Elemente.

2**N** = 31 — **X**, **Y**, drei submetazentrische Autosomen, 26 akrozentrische Elemente.

2**N** = 30 — Tiere mit dieser Formel sind nicht gefunden worden, sind sondern in der Population sicher vorhanden, da die Tiere mit 31 Chromosomen von einer Kreuzung 30 × 32 herzuleiten sind.

3. Zentrische Fusionen sind zwischen einem grossen und einem kleinem akrozentrischen Chromosomen entstanden.

4. Bei den Tieren die mit 31, bzw. mit 33 Chromosomen versehen sind, ist ein autosomisches Trivalent während der Diakinese und der ersten Metaphase zu beobachten.

5. Das **X**- und das **Y**- Chromosomen sind durch ein Chiasma vereinigt. Warscheinlich sind die extrem akrozentrischen primitiven Geschlechtschromosomen von *Mus*-typ auf die beiden Mitglieder eines Autosomenpaares transloquiert worden.

6. Die modernste Systematik erkennt die Gattung *Leggada* nicht mehr an, deren Arten in die Gatting *Mus* zurückkehren. Es ist hier gezeigt, wie die chromosomische Entwicklung zu verstehen ist, die von dem *Mus*-typ (40 chromosomen, **N.N.** = 40) zu dem *Leggada*-typ (34 Chromosomen, **N.F.** = 36-38) führt.

AUTEURS CITÉS

Bovey, R. 1949. *Les chromosomes des Chiroptères et des Insectivores.* Rev. suise Zool. 56: 341-460.

Ellerman, J.R., Morrison-Scott, T.C.S. and Hayman, R.W. 1953. *Southern african mammals.* Trust. Brit. Mus. London.

Ford. C.E., Hamerton, J.L. and Sharman, G.B. 1957. *Chromosome polymorphism in the common Shrew.* Nat. 180: 392-393.

Matthey, R. 1953. *Les chromosomes des Muridae.* Rev. suisse Zool. 60: 225-283.

— 1957. *Les bases cytologiques de l'hérédité « relativement » liée au sexe chez les Mammifères.* Exper. 13: 341-346.

— 1958. *Les chromosomes et la position systématique de quelques Murinae africains (Mammalia-Rodentia).* Acta tropica, 15: 97-117.

— 1958 *a*). *Un nouveau type de détermination chromosomique du sexe chez les Mammifères Ellobius lutescens Th. et Microtus (Chilotus) oregoni Bachm. (Muridés-Microtinés).* Exper. 14: 240.

— 1959. *Les chromosomes des Mammifères euthériens. Liste critique et essai sur l'évolution chromosomique.* Arch. J. Klaus Stift. 33: 253-297.

Matthey, R. et Meylan, A. 1961. *Le polymorphisme chromosomique de Sorex araneus L. (Mamm. Insectivora). Etude de deux portées de 5 et 9 petits.* Rev. suisse Zool. 68: 223-227.

Meylan, A. 1960. *Contribution à l'étude du polymorphisme chromosomique chez Sorex araneus (Mamm. Insectivora).* Rev. suisse Zool. 67: 258-261.

Sharman, G.B. 1956. *Chromosomes of the common Shrew.* Nat. 177: 941-942.

Staiger, H. 1954. *Der Chromosomendimorphismus beim Prosobranchier Purpura lapillus in Beziehung zur Oekologie der Art.* Chromosoma, 6: 419-478.

Wahrman, J. and Zahavi, A. 1955. *Cytological contributions to the phylogeny and classification of the rodent genus Gerbillus.* Nat. 175: 600.

— 1958. *Cytogenetic analysis of mammalian sibling species by means of hybridization.* Proc. X Int. Congr. Genet. 2: 304-305.

— 1953. *Intra-generic difference in chromosome numbers of spiny mice (Rodentia: Murinae).* Bull. Res. Counc. Israël. 3: 265.

Zahavi, A. and Wahrman, J. 1956. *Chromosome races in the genus Acomys (Rodentia: Murinae).* Bull. Res. Counc. Israël. 5 B: 316.